

DIE ANATOMIE VAN DIE PINNAS VAN DIE SUID-AFRIKAANSE SPESIES VAN *ENCEPHALARTOS* LEHM.

A. KOELEMEN, P. J. ROBBERTSE EN A. EICKER

(Departement Plantkunde, Universiteit van Pretoria)

UITTREKSEL

Die anatomie van die pinnas van die Suid-Afrikaanse *Encephalartos*-spesies word bespreek en 'n identifikasiesleutel wat op die anatomiese kenmerke van die pinnas gebaseer is word aangebied. 'n Gedeelte van die pinna is voldoende om identifisering met behulp van hierdie sleutel te bewerkstellig. Moontlike ontwikkelingslyne wat op 'n verband tussen blaarkenmerke en geografiese verspreiding berus, word bespreek.

ABSTRACT

THE ANATOMY OF THE PINNAE OF THE SOUTH AFRICAN SPECIES OF *ENCEPHALARTOS* LEHM.

The anatomy of the pinnae of the South African *Encephalartos* species is discussed. An identification key based on anatomical characteristics of the pinnae is presented. South African species of *Encephalartos* can be identified from portions of leaves with the aid of this key. Possible evolutionary lines based on the relation between leaf features and geographical distribution are discussed.

INLEIDING

Encephalartos-spesies word tans in Suid-Afrika as bedreigde plantsoorte beskou en word in al die Provinsies beskerm, maar volgens Artikel 85A van Ordonnansie 17 van 1967 is hulle in die Transvaal as spesiaal-beskermde plante verklaar. Dit is gebruikelik om plante se blare te verwyder wanneer hulle vervoer en oorgeplant word, met die gevolg dat dit haas onmoontlik is om die ontblaaarde plante tot op spesiesvlak te identifiseer. Vir die doeltreffende toepassing van die Ordonnansie is dit noodsaaklik dat plante ten alle tye identifiseerbaar moet wees en daar moes dus gesoek word na alternatiewe kenmerke. Daar is op anatomiese kenmerke van die basale gedeelte van die blaarsteel besluit omdat dié gedeeltes van die blaar normaalweg nie saam met die res van die blaar verwyder word nie. Die anatomie van die pinnas is ook by die ondersoek ingesluit terwille van 'n volledige anatomiese beeld van die blare. Hierdie artikel handel slegs oor laasgenoemde aspek terwyl eersgenoemde in 'n volgende artikel behandel sal word.

MATERIAAL EN METODE

Die materiaal wat ondersoek is, het bestaan uit segmente van die pinnas geneem tussen tien tot dertig mm vanaf die basis.

Die meeste van die materiaal is uit die botaniese tuin van die Navorsingsinstituut vir Plantkunde te Brummeria, Pretoria, verkry van plante wat deur Dyer vir sy beskrywings van die Suid-Afrikaanse *Encephalartos*-soorte gebruik is (Dyer, 1965). Die Afdeling Natuurbewaring van Transvaal het materiaal afkomstig van plante uit die natuurreserve verskaf en materiaal is ook van plante wat in die botaniese tuine van die Universiteit van Pretoria en van die Universiteit van Suid-Afrika aangeplant is, verkry. Materiaal van 'n aantal Kaapse spesies is in die veld in die tipelokaliteite versamel. Herbariummonsters van die plante wat bestudeer is, sowel as anatomiepreparate word in die Schweickerdt Herbarium, Departement Plantkunde, Universiteit van Pretoria, bewaar. 'n Volledige lys van die materiaal wat vir die ondersoek gebruik is, verskyn in die bylaag.

Omdat die materiaal baie hard is, is dit vir 10 tot 30 minute in 'n 10% KOH-oplossing gekook voordat dit in 'n tersiêre-butilalkohol-reeks gedehidreer en in paraplast-was met 'n smeltpunt van 57 °C, volgens die metode van Johansen (1940) geïmpregneer en ingebed is. Materiaal wat nie goeie sneë met bogenoemde metode opgelewer het nie is in die wasblokkies vir een tot twee weke of selfs langer met die snyvlak na onder in 'n houër met Mollifex geplaas om dit sagter te maak.

Dwarssneë van 10 µm tot 15 µm is met 'n roterende mikrotroom gemaak, met safranien en kleurvaste groen gekleur, in kanadabalsem gemonteer en daarna met 'n Leitz Wetzlar ligmikroskoop ondersoek. Die ad- en abaksiale vlakke van die pinnas van 'n aantal *Encephalartos*-soorte is ook met behulp van 'n aftaselektronmikroskoop ondersoek (Fig. 4 en 5).

DIE ANATOMIE VAN DIE PINNAS

Algemeen

Die pinnas van meeste van die ondersoekte spesies is dorsiventraal. Onder dié spesies met dorsiventrale pinnas is daar 'n aantal wat palissadeselle aan albei kante besit maar die palissadeselle aan die abaksiale kant is òf in groepies gerangskik byvoorbeeld *E. lehmannii* (Fig. 10 A), òf hulle is korter en kleiner as dié aan die adaksiale kant, òf 'n kombinasie van laasgenoemde twee, kom voor. *E. eugene-maraisii* (Fig. 3 A) en *E. cupidus* (Fig. 3 B) is die twee uitsonderings met isobilaterale pinnas. Hierdie en ook ander kenmerke word onder die betrokke hoofde bespreek.

Kutikula

Al die spesies besit 'n dik kutikula wat die kontoer van die epidermis volg. Dit kan ook duidelik waargeneem word dat die kutikula van die adaksiale

Encephalartos= spesie	NIP	NB	NAT	UP	Unisa	Self versamel in Tipe-lok.	Schw.-Herb. Nr. en Preparaatnommer
<i>E. altensteinii</i>	2952				Alexandria	Trappe's Valley	30913, 30918, 35929, 35930
<i>E. arenarius</i>	10383		Alexandria			Kaba Vallei	30907, 30913, 30975
<i>E. caffer</i>	5556					Brooklands Grahamstad	30911, 30976, 36942 36964
<i>E. cupidus</i>			Penge	UP			30895, 36973-5
<i>E. cycadifolius</i>				Cradock	Cradock		37231-3
<i>E. eugene-maraisii</i>	3336		Mica	Wolkberg		Mica	30961, 36979-81, 36985
<i>E. ferox</i>	6440		Middelburg	Waterberg		Middelburg	
<i>E. friderici-guilielmi</i>	6981		Kosibaaï		Kosibaaï		30888, 30978, 35931
<i>E. ghellinckii</i>	6667			UP		Cathcart	30903, 37373, 37374
<i>E. heenanii</i>	15566		Pondoland	UP		Pondoland	30905, 36943, 36955
<i>E. horridus</i>	898		Barberton				30882, 30908, 36957-8, 36969
<i>E. humilis</i>			Uitenhage	UP	Uitenhage	Uitenhage	30920, 35924, 36954
<i>E. inopinus</i>			Makubolaan	UP			30890, 37236-7
<i>E. laevifolius</i>	3326		Penge	Penge			30912, 37234-5
<i>E. lanatus</i>			Berlin				30884, 30921, 36965-7
<i>E. latifrons</i>	3331		Middelburg				30889, 36951, 36959-61
<i>E. lebomboensis</i>	728				Trappe's Valley	Trappe's Valley	30981, 36945, 36948
<i>E. lehmannii</i>	11296		Pongola	UP			30883, 30979, 36986
			Kommadagga	Jansenville			30887, 30974, 35921-3, 35920, 35933-4
<i>E. longifolius</i>	11300				Joubertina		30917, 35935, 35936
<i>E. natalensis</i>	11299	3					35937, 36939, 36946-7
<i>E. ngoyanus</i>	11297		Barberton		Vryheid Dist.		30909, 36944, 37403
<i>E. paucidentatus</i>			Ida Doyer	Barberton	Barberton		30892, 30902, 35926, 35927-8, 36941, 36962-3
<i>E. princeps</i>	11294			Komga	Komga		30897, 35938, 35925, 36952, 36976-8
<i>E. transvenosus</i>	277		Modjadja	Modjadje			30906, 30915, 36940, 36953
<i>E. trispinosus</i>	11291		Pluto's Vale		Bathurst	Pluto's Vale	30896, 30899, 36970-2
<i>E. umbeluziensis</i>	3332	3		Umbeluzivallei			30910, 30980, 31017
<i>E. villosus</i>	1517	3	Barberton		Port St Johns		30919, 35932, 36949
<i>E. woodii</i>	5557			Durban	Durban		30893, 30904, 36956, 36982-4
							30977, 35918, 35919

NIP

Navorsingsinstituut vir Plantkunde; NAT Afdeling Natuurbewaring;

UP

Universiteit van Pretoria; Unisa Universiteit van Suid-Afrika.

NB

Afdeling Natuurbewaring van die Transvaalse Provinsiale Administrasie (Kwekery te Hartbeeshoek)

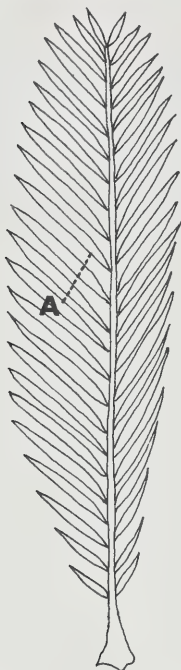


FIG. 1

Skets van 'n *Encephalartos*-blaar. A dui die plek aan waar materiaal geneem is.

epidermis by die meeste soorte effens dikker is as dié van die abaksiale epidermis. Die kutikula volg die kontoer van die epidermis tot in die epistomatale holte en loop dood op die sluitselle.

Epidermis

Die epidermis bestaan uit een laag betreklik klein selle waarvan die buitenste tangensiale wande meer verdik is as die ander wande. By sekere spesies byvoorbeeld *E. horridus* (Fig. 10 B) is die adaksiale epidermisselle kleiner as dié aan die abaksiale kant. Die selle varieer wat vorm betref maar hulle is meestal of sirkelvormig in deursnee of min of meer reghoekig met afgeronde hoeke.

Die meeste van die spesies se pinnae is hipostomaties. Die stomas kom in rye oor die lengte van die pinna in die interkostale gedeelte voor. Gewoonlik is daar twee tot vier rye stomas per interkostale streek, maar ook hier is daar variasie tussen sekere spesies opgemerk. *E. friderici-guilielmi* (Fig. 8 B) het een tot twee

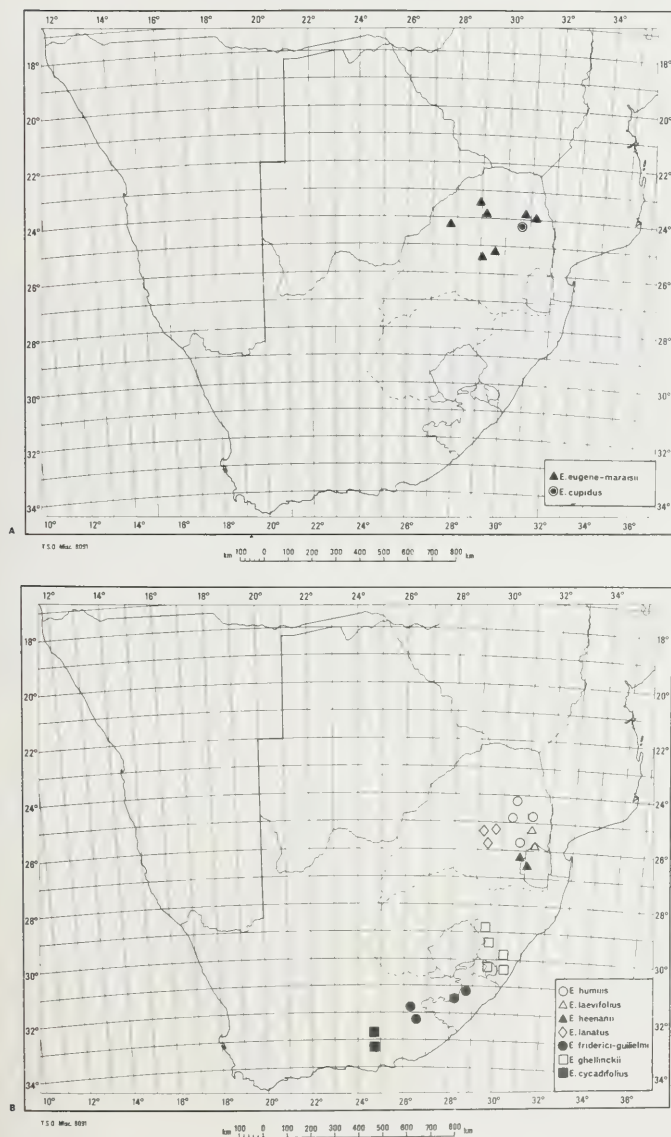
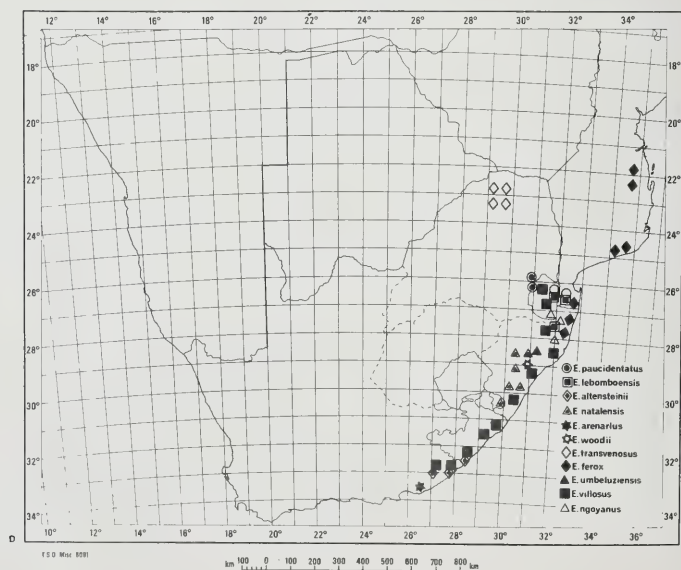
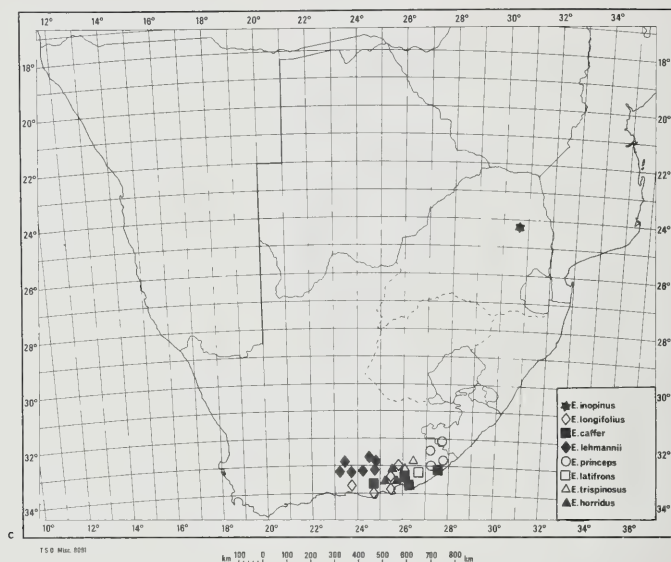


FIG. 2 A-D

Kaarte van Suid-Afrika om die verspreiding van sekere *Encephalartos*-soorte aan te dui.



rye stomas, *E. inopinus* (Fig. 9 D) het twee rye maar by *E. arenarius* (Fig. 14 A) kan daar tot ses en meer rye getel word. Die aantal rye stomas oor die breedte van die pinna getel, kan dus gebruik word om sekere spesies te onderskei. *E. eugene-maraisii* (Fig. 3 A) en *E. cupidus* (Fig. 3 B) se pinnas is egter amfistomaties. Die stomas is ingesink en onderbreek dus nie net die epidermis en kutikula nie maar ook dié weefsels wat onmiddellik onder die epidermis lê.

Greguss (1968) het onder andere die epidermis van die pinnas van 30 verskillende *Encephalartos*-soorte uitwendig ondersoek en hy het porieë wat hy as "rudimentêre stomas" beskryf, by sekere spesies nl. *E. friderici-guilielmi*, *E.*

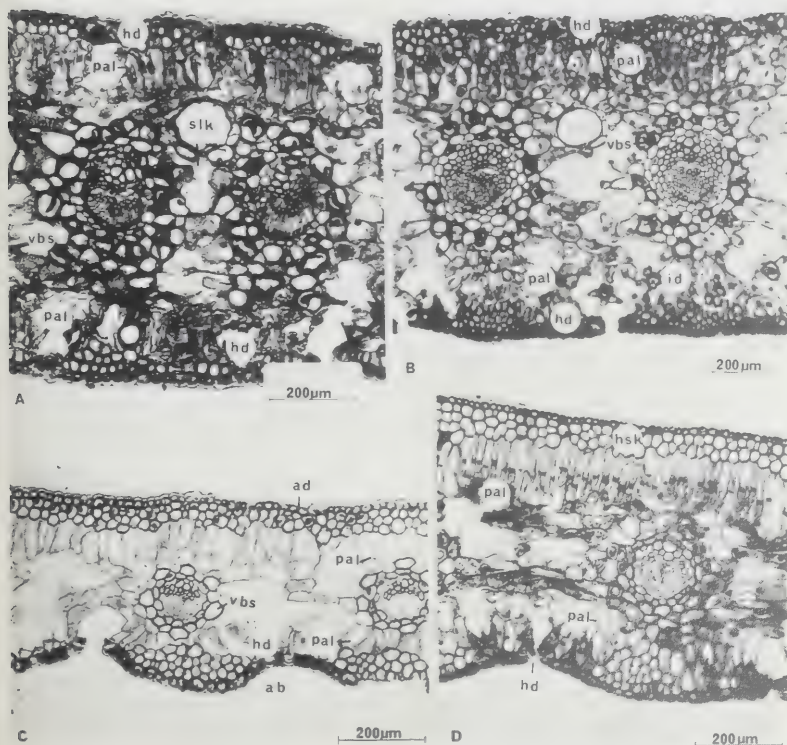


FIG. 3

Gedeeltes van dwarsdeursnee van die pinnas van A. *E. eugene-maraisii*, B. *E. cupidus*, C. *E. humilis*, D. *E. laevifolius*, ad adaksiaal, ab abaksiaal, hd stoma, h sk hipodermale sklerenchiem, id idioblaste, pal palissade, slk slymkanaal, vbs vaatbondelskede (Preparate A. 35931P; B. 36975P; C. 37237P; D. 36967P.)

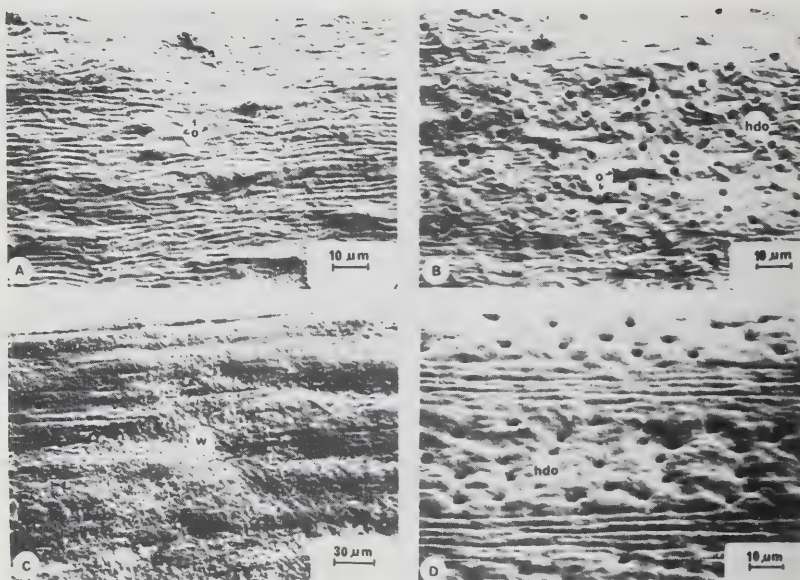


FIG. 4

Elektronmikroskopiese foto's van pinna-oppervlakte van A en B: *E. transvenosus*—A adaksiaal, B abaksiaal, C en D: *E. lehmannii*—C adaksiaal, D abaksiaal, hdo stomatale opening, o opening, w was.

inopinus, *E. lehmannii*, *E. longifolius*, *E. natalensis*, *E. transvenosus* en *E. umbeluziensis* gevind. Hy beweer dat hierdie porieë wat baie min in getal is en slegs op die adaksiale epidermis gevind is, geen sluitselle besit nie en dus nie as ware stomas beskou kan word nie. Jacot Guillarmod en Cross (1972) beskryf soortgelyke openinge by *E. villosus*, *E. trispinosus* en sestion ander *Encephalartos*-spesies wat nie spesifiek genoem word nie, asook by *Stangeria eriopus*, maar spekuleer ook dat die openinge moontlik in verband kan staan met wasafskiedings wat op die blare voorkom.

Tydens hierdie ondersoek is die ab- en adaksiale pinna-oppervlaktes van *E. friderici-guilielmi*, *E. heenanii*, *E. inopinus*, *E. natalensis* en *E. transvenosus* met behulp van 'n aftaselektronmikroskoop ondersoek en openinge wat van stomas verskil is by *E. friderici-guilielmi* (Fig. 5 E), *E. heenanii* (Fig. 5 A, B, C & D) en *E. transvenosus* (Fig. 4 A) waargeneem. As voorbeeld van dié waar die openinge nie gevind is nie, word *E. lehmannii* (Fig. 4 C & D) genoem. Om die oorsprong van die openinge te bepaal is daar na die pinnas van jong blare gekyk. Die pinnas van jong blare is by die meeste soorte dig behaar terwyl dié van ouer

blare glad is. Geen ander openinge behalwe stomas kon egter gevind word nie. Dit is baie duidelik dat die openinge wat deur Jacot Guillarmod & Cross (1972) beskryf is en in Fig. 5 C, D & E aangetoon word, die basale gedeeltes van epidermale hare is. Hulle vertoon soos openinge omdat die dunwandige terminale gedeelte van die hare verdroog en afbreek en daar met die aftaselektronmikroskoop in die lumen van die basale gedeelte ingezyk word. Anders as wat deur Greguss (1968) beskryf word, kom die openinge op die ad- en abaksiale vlakke van die pinnas voor (Fig. 5 A & B).

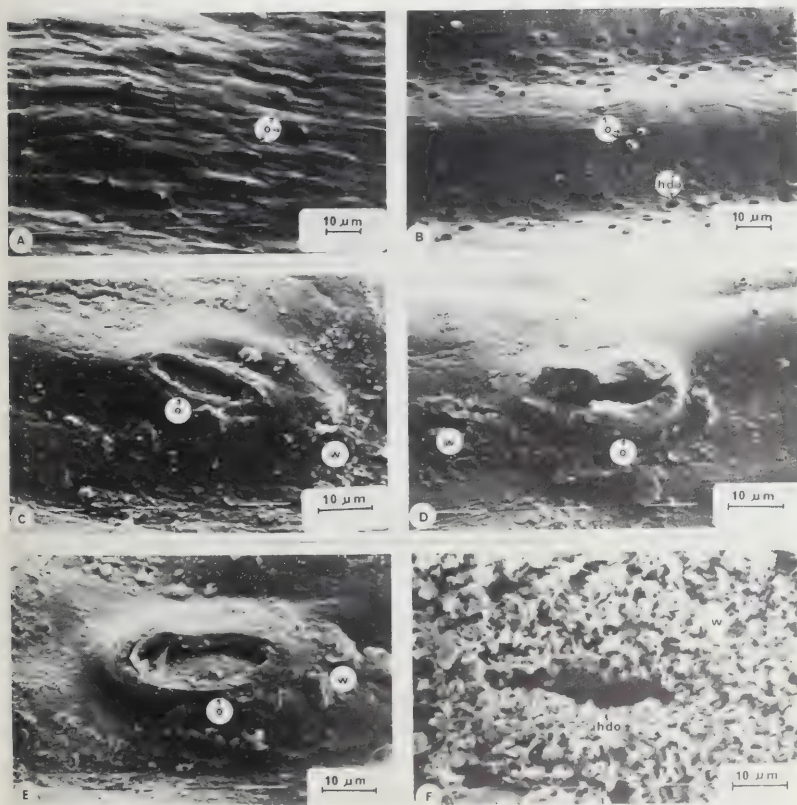


FIG. 5

Elektronmikroskopiese foto's van pinna-oppervlakte van A-D: *E. heenanii*—A en C adaksiaal, B en D abaksiaal, E-F: *E. friderici-guilielmi*—E adaksiaal, F abaksiaal, hdo stomatale-opening, o opening, w was.

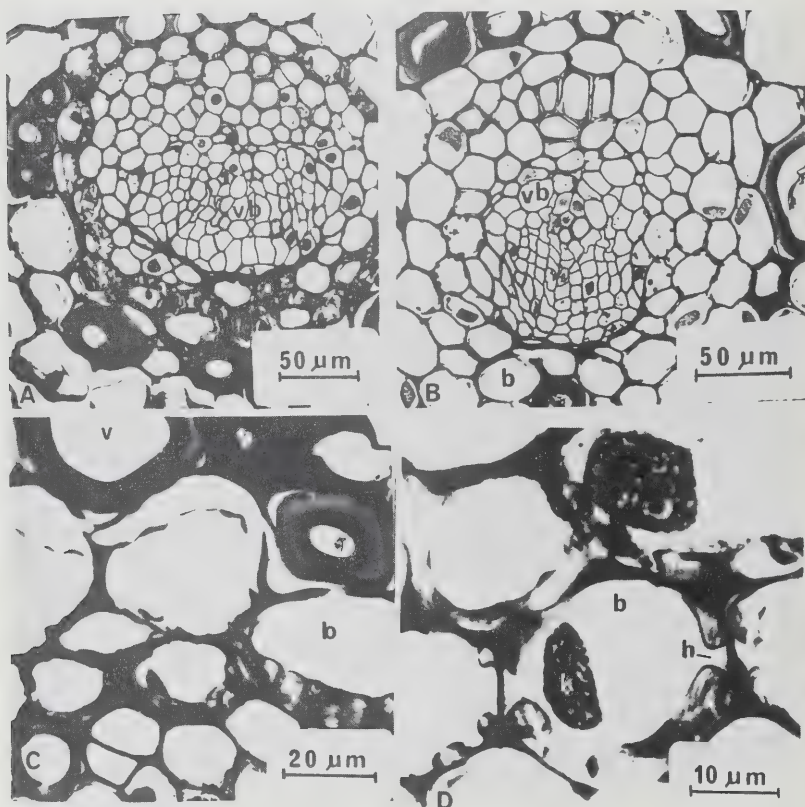


FIG. 6

Dwarsdeursneë van gedeeltes van pinnas van A, C & D: *E. friderici-guilielmi*, B: *E. ferox*, b bondelskedsel, h hofstippel, k selkern, v vesel, vb vaatbondel.

By *E. eugene-maraisii* (Fig. 3 A), *E. cupidus* (Fig. 3 B), *E. altensteinii* (Fig. 14 B) en ander, vorm die ad- en abaksiale vlakke van die pinnas soos in 'n dwarsdeursnee gesien feitlik twee parallelle lyne. Maar by die meeste ander spesies, byvoorbeeld *E. woodii* (Fig. 13 A) en *E. princeps* (Fig. 9 B), is daar 'n effense golwing van die abaksiale vlak van die pinna wat deur lengteverlopende riewe veroorsaak word. By *E. heenanii* (Fig. 8 C) *E. paucidentatus* (Fig. 13 B) en nog 'n aantal ander spesies is daar egter 'n baie sterk golwing van die abaksiale vlak. Die hoogte van die riewe kan dan soos in Fig. 11 A uitgebeeld word in 'n eenvoudige formule as $x = a - b$ uitgedruk word (Fig. 11). Die hoogte van

die rif word dan deur x voorgestel. Die soorte met die hoogste riwwe is *E. cycadifolius* (Fig. 9 A) 93 μm , *E. friderici-guilielmi* (Fig. 8 B) 167–227 μm , *E. heenanii* (Fig. 8 C) 267 μm , *E. latifrons* (Fig. 8 D) 101 μm en *E. paucidentatus* (Fig. 13 B) 257 μm .

Hierdie graad van golwing kan as 'n onderskeidende kenmerk gebruik word. Die kruin van die rif lê teenoor die vaatbondel en in die groewe tussen die riwwe word die huidmondjies aangetref. Hierdie golwing aan die abaksiale vlak van die pinna maak dit maklik om die aantal are van die pinna uitwendig te tel, soos byvoorbeeld by *E. paucidentatus*, sonder om 'n dwarsdeursnee van die pinna te maak. 'n Interessante verskynsel wat slegs by *E. heenanii* (Fig. 8 C) aangetref is, is dat daar op die kruine van sommige van die riwwe een tot twee huidmondjies voorkom. Met behulp van 'n aftaselektronmikroskoop blyk dit ook duidelik dat enkele stomas ylversprei op die kruine van die riwwe voorkom. Hierdie stomas onderbreek dan ook die hipodermale sklerenchiemkappies wat by ander soorte ononderbroke en solied vertoon.

HIPODERMALE SKLERENCHIEM

Hierdie sone kan aan die adaksiale kant van een tot drie ononderbroke lae sklerenchiemselle bevat, byvoorbeeld *E. ngoyanus* (Fig. 12 D) en *E. princeps* (Fig. 9 B), en dit strek van die adaksiale kant om albei rande van die pinna en sluit aan by die abaksiale hipodermale sklerenchiem. Aan die adaksiale kant bestaan die hipodermale sklerenchiem uit vesels terwyl die abaksiale hipodermale sklerenchiem uit sklereiëde bestaan. Slegs in die gevalle van *E. cupidus* (Fig. 3 B) en *E. eugene-maraisii* (Fig. 3 A) wat isobilaterale pinnas besit word hierdie sone aan die adaksiale kant deur stomas onderbreek. Alle ander spesies se pinnas is hipostomaties en besit geen stomas aan die adaksiale kant nie en is die sklerenchiemsone aan daardie kant ononderbroke.

Die abaksiale sklerenchiemsone van alle spesies word deur stomas onderbreek. 'n Verdere opvallende verskil tussen die ad- en abaksiale sklerenchiemsone is dat daar aan die abaksiale kant, tussen die vaatbondels en epidermis, sklerenchiemstringe van een tot ses lae diep, wat in dwarsdeursnee soos kappies lyk, gevind word. Die aantal lae sklerenchiemselle wat die string of kappie vorm verskil nie net by verskillende spesies nie maar varieer ook binne die spesies. So byvoorbeeld wissel die aantal lae by *E. cycadifolius* (Fig. 9 A) van drie tot ses, *Encephalartos transvenosus* (Fig. 13 C) en *E. woodii* (Fig. 13 A) se kappies kan uit tot vyf lae bestaan terwyl by die meerderheid van die spesies net drie tot vier lae voorkom.

By *E. ghellinckii* (Fig. 10 D) bestaan die stringe slegs uit een tot twee lae en is tot so 'n mate gereduseer dat daar nie juis van 'n string of kappie gepraat kan word nie. By die soorte waar abaksiale palissadeselle voorkom, word die sklerenchiemstringe gewoonlik van die vaatbondelskede geskei deur 'n laag

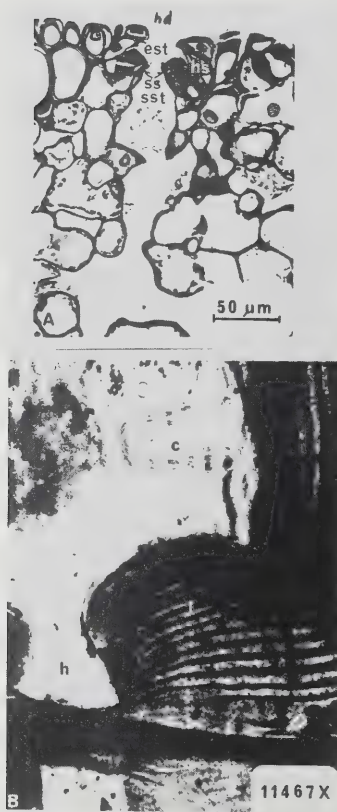


FIG. 7

A. Dwarsdeursee van gedeelte van 'n pinna van *E. ferox*, B. Elektronmikroskopiese foto van 'n bondelskedesel van *E. friderici-guilielmi*, b bondelskedesel, c chloroplaste, est epistomatale holte, h hofstippel, hd stoma, hs hulpsel, k selkern, l lamellae, ss sluitsel, sst substomatale holte.

palissade- sowel as sponsparenchiemselle. Die ander soorte se stringe word slegs deur die sponsparenchiemselle van die vaatbondelskede geskei behalwe by *E. altensteinii* (Fig. 14 B) en 'n paar ander gevalle waar die string soms direk by die vaatbondelskede kan aansluit. Soos reeds gemeld word die sklerenchiemsone onderbreek deur die huidmondjies maar hierby moet gevoeg word dat die hele huidmondjiesone by die meeste spesies totaal vry is van sklerenchiem. By *E. caffer* (Fig. 12 C), *E. lebomboensis* (Fig. 14 D), *E. longifolius* (Fig. 9 C) en *E.*

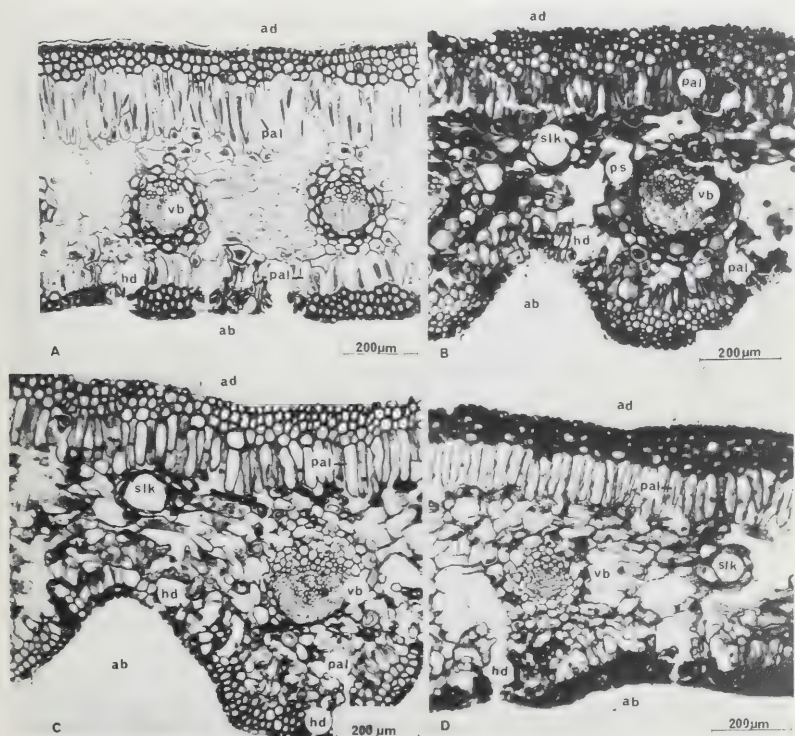


FIG. 8

Gedeeltes van dwarsdeursnee van die pinnae van A. *E. lanatus*, B. *E. friderici-guilielmi*, C. *E. heenanii*, D. *E. latifrons*, ad adaksiaal, ab abaksiaal, hd stoma, pal palissade, slk slymkanaal, ps prominente stippels (kyk Fig. 6), vb vaatbondel. (Prepareate: A. 36961P; B. 37374P; C. 36969P; D. 36948P.)

villosus (Fig. 12 A) word egter klein groepies sklerenchiemselle tussen die stomas gevind.

MESOFIL

Palissadeparenchiem

Die adaksiale palissadeweefsel toon ook heelwat variasie by die verskillende spesies. By *E. lanatus* (Fig. 8 A) kom slegs een palissadesellaag voor terwyl by *E. transvenosus* (Fig. 13 C) en *E. trispinosus* (Fig. 10 C) daar twee tot drie lae voorkom. By die meeste soorte is die selle min of meer baksteenvormig met

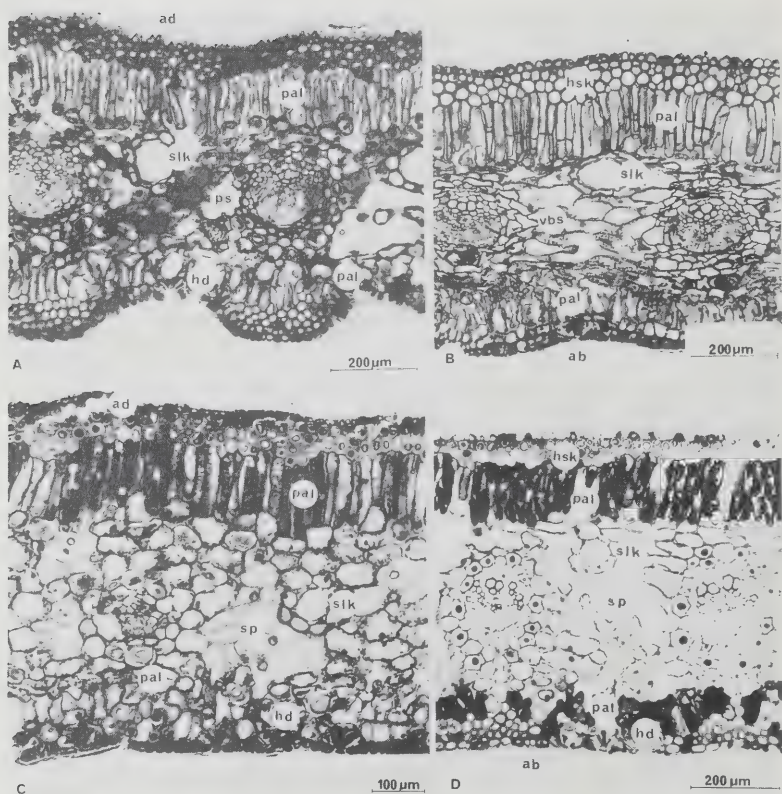


FIG. 9

Gedeeltes van dwarsdeursnee van die pinnas van A. A. *E. cycadifolius*, B. *E. princeps*, C. *E. longifolius*, D. *E. inopinus*, ab abaksiaal, ad adaksiaal, hd stoma, hsk hipodermale sklerenchiem, pal palissade, ps selle met prominente stippels, slk slymkanaal, sp sponsparenchiem, vbs vaatbondelskede. (Preparate: A. 37233P; B. 36940P; C. 35935P; D. 37234P.)

afgeronde hoeke. By *E. lanatus* (Fig. 8 A) is hulle ongeveer twee keer langer as wat hulle breed is maar by *E. transvenosus* (Fig. 13 C) is hulle drie keer langer as breed.

By dertien spesies, naamlik *E. altensteinii* (Fig. 12 B), *E. arenarius* (Fig. 14 A), *E. caffer* (Fig. 12 C), *E. ferox* (Fig. 14 C), *E. ghellinckii* (Fig. 10 D), *E. lebomboensis* (Fig. 14 D), *E. natalensis* (Fig. 13 D), *E. ngoyanus* (Fig. 12 D), *E. paucidentatus* (Fig. 13 B), *E. transvenosus* (Fig. 13 C), *E. umbeluziensis* (Fig. 12

B), *E. villosus* (Fig. 12 A) en *E. woodii* (Fig. 13 A), kom palissadeselle slegs aan die adaksiale kant en stomas aan die abaksiale kant van die pinnae voor. Die pinnae van hierdie spesies is dus suiwer dorsiventraal. Twee spesies, *E. cupidus* (Fig. 3 B) en *E. eugene-maraisii* (Fig. 3 A) is isobilateraal met palissadeselle en stomas aan beide ad- en abaksiale kante.

Die orge dertien spesies word egter ook as dorsiventraal beskou ten spyte van die feit dat hulle ook swak ontwikkelde palissadeweefsel aan die abaksiale kant het, byvoorbeeld *E. inopinus* (Fig. 9 D). Dit kan ook genoem word dat

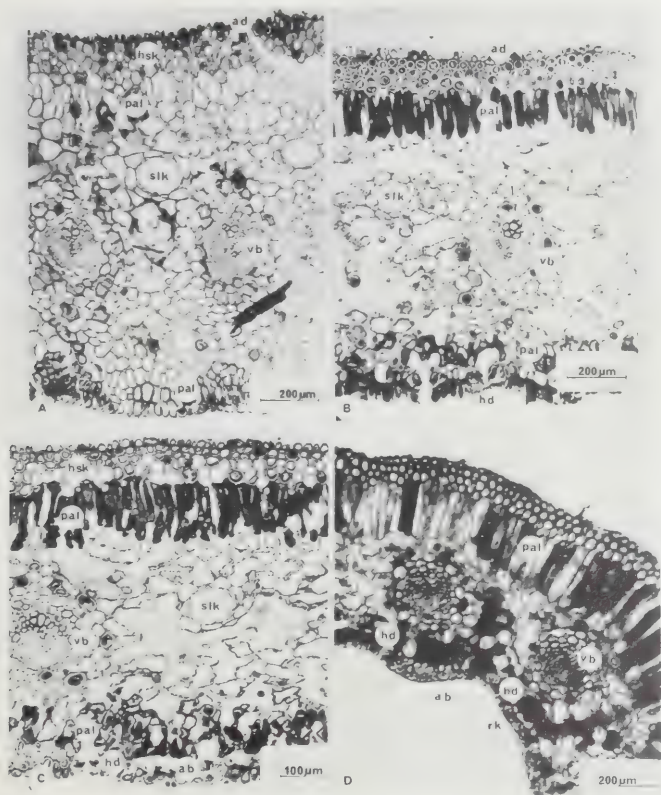


FIG. 10

Gedeeltes van dwarsdeursnee van die pinnae van A. *E. lehmannii*, B. *E. horridus*, C. *E. trispinosus*, D. *E. ghellinckii*, ab abaksiaal, ad adaksiaal, hd stoma, hsk hipodermale sklerenchiem, pal palissade, sp sponsparenchiem, rk rande krul om, slk slymkanaal, vb vaatbondel. (Prepare: A. 30974P; B. 36954P; C. 30910P; D. 36943P.)

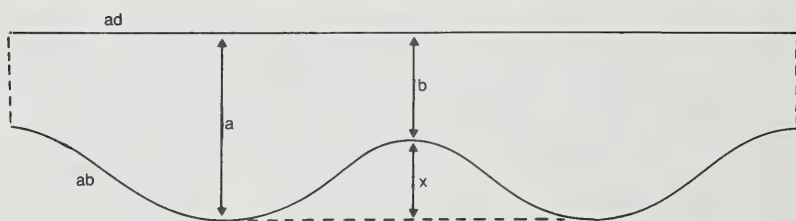


FIG. 11

Diagram van 'n gedeelte van 'n dwarsdeursnee van 'n pinna wat 'n metode illustreer om die rifhoogte van 'n pinna te meet. ab abaksiaal, ad adaksiaal. $X = a - b$

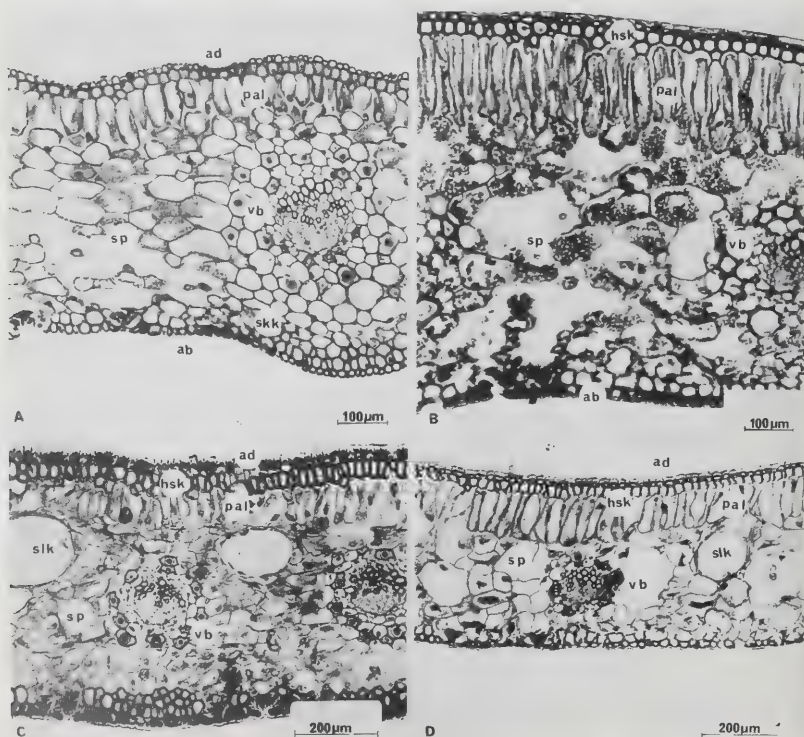


FIG. 12

Gedeeltes van dwarsdeursnee van die pinnas van A. *E. villosus*, B. *E. umbeluziensis*, C. *E. caffer*, D. *E. ngoyanus*, ab abaksiaal, ad adaksiaal, hsk hipodermale sklerenchiem, pal palissade, skk sklerenchiemstring, slk slymkanaal, sp sponsparenchiem, vb vaatbondel. (Preparete: A. 36982P; B. 36949P; C. 36964P; D. 36962P.)

die slymkanale, (indien hulle teenwoordig is) by hierdie dertien spesies in die adaksiale helfte van die pinnae voorkom, behalwe by *E. latifrons* (Fig. 8 D) waar die kanale sentraal geleë is. 'n Verdere aanduiding van die dorsiventrale aard van die pinnae van hierdie spesies is die sklerenchiemstringe, wat slegs in die abaksiale helfte gevind word.

Sponsparenchium

Hierdie weefsel wat uit groot dunwandige parenchiemselle met groot inter-sellulêre lugruimtes bestaan, kan of onreëlmatig van vorm of isodiametries of

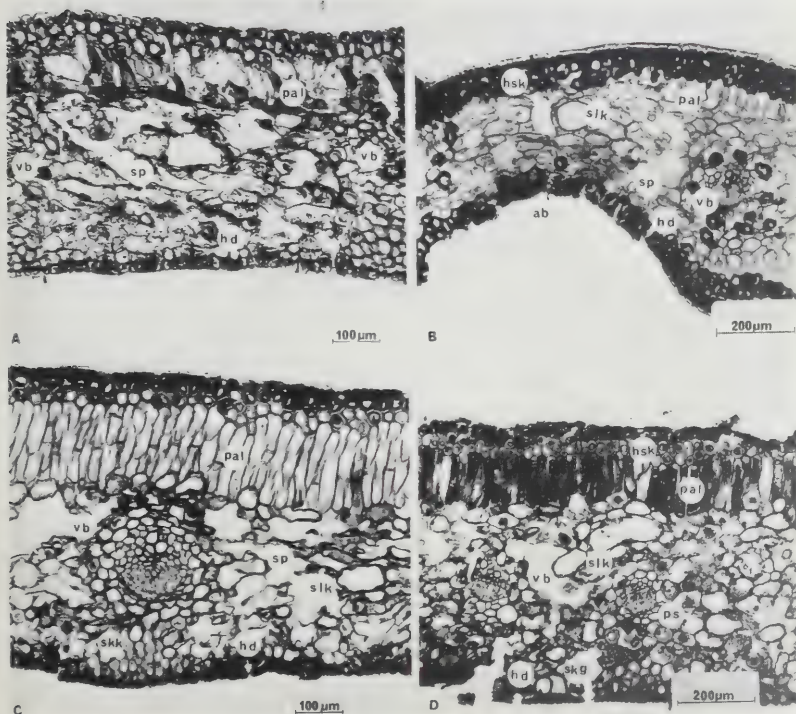


FIG. 13

Gedeeltes van dwarsdeursnee van die pinnae van A. *E. woodii*, B. *E. paucidentatus*, C. *E. transvenosus*, D. *E. natalensis*, ab abaksiaal, ad adaksiaal, hsk hipodermale sklerenchiem, pal palissade, ps selle met prominente stippels, skg sklerenchiemgroep, sp sponsparenchium, skk sklerenchiemstring, vb vaatbondel. (Prepare: A. 35919P; B. 36976P; C. 36970P; D. 36944P.)

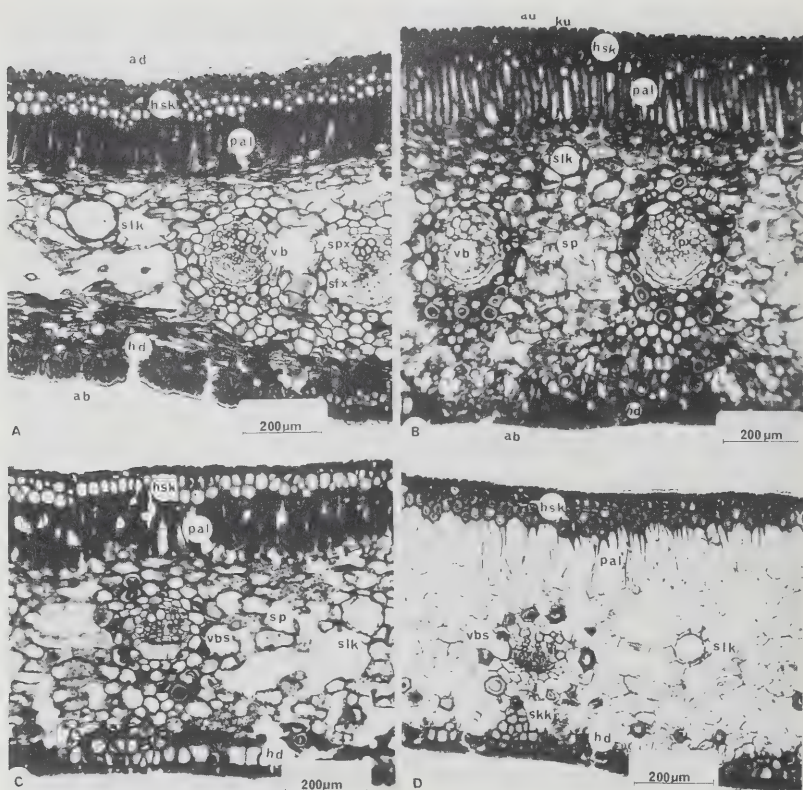


FIG. 14

Gedeeltes van dwarsdeursnee van die pinnas van A. *E. arenarius*, B. *E. altensteinii*, C. *E. ferox*, D. *E. lebomboensis*, ab abaksiaal, ad adaksiaal, hd stoma, hsk hipodermale sklerenchiem, pal palissade, px protoxileem, sfx sentrifugale xileem, vb vaatbondelskede, vbs vaatbondelskede. (Prepare: A. 30913P; B. 35930P; C. 35931P; D. 36986P.)

opvallend verleng met die lang sye parallel aan die epidermis wees. Tesame met die vaatbondels en kanale vul die weefsel die sentrale deel van die pinna. Kalسيومoksalaatkristalle en dikwandige idioblaste word ook in preparate van sekere spesies aangetref en dikwels word albei in of om die vaatbondelskede gevind.

VAATBONDELS

Hoewel die are digotoom vertak, vertoon die bearing van die pinnas parallel. In dwarsnee is die vaatbondels kollateraál met mesarge primêre xileem. Die protoxileem is min of meer in die middel van die vaatbondel met sentripetale metaxileem adaksiaal en die sentrifugale xileem abaksiaal van die protoxileem geleë. Die sentripetale xileem strek vanaf die protoxileem tot by die adaksiale pool van die vaatbondel. Die floëem lê abaksiaal van die sentrifugale xileem met die protofloëem in die abaksiale pool. Daar moet opgelet word dat die protoxileem by die pinna direk aan beide die sentripetale- en sentrifugale xileem grens sonder 'n parenchiemskede tussenin. In teenstelling hiermee is gevind dat by die petiolus en die blaarbasis, die protoxileem dikwels van die sentripetale- en altyd van die sentrifugale xileem deur parenchiemselle geskei is. By die pinnas is geen fassikulê kambium waargeneem nie en dus kan hier geen sprake van sekondêre vaatweefsel wees nie.

In die vaatbondelskedes wat in die pinnas van al die Suid-Afrikaanse *Encephalartos*-soorte voorkom, is lang vesels met sellulose wande en min, onopvallende stippels aangetref. Lamb (1923) noem hulle "bast fibers" maar aangesien die ontogenie van hierdie vesels in hierdie studie nie nagegaan is nie word hulle slegs vesels genoem. By sommige spesies kom 'n tweede tipe dikwandige bondelskedesel voor. Hierdie selle is min of meer baksteenvormig met gelignifiseerde wande en prominente stippels. Die binneste tangensiale wand is geweldig verdik met duidelike lamellas terwyl die buitenste tangensiale wand baie dunner is. Eenvoudige stippelkanale, hofstippels asook kombinasies van die twee is in die wande aangetref soos in Figure 6 en 7 gesien kan word.

Hierdie eienaardige selle wat enersyds aan 'n endodermis herinner en andersyds ook aan steenselle maar ook nie tipies ooreenkom met enige van die bogenoemde seltipes nie, sal voortaan sklereïedagtige bondelskedeselle genoem word. Hul verspreiding verskil by die verskillende spesies. By *E. friderici-guilielmi*, *E. humilis*, *E. laevifolius* en *E. lanatus* strek dié selle ononderbroke rondom die vaatbondel. By *E. altensteinii* en *E. cycadifolius* ontbreek dit slegs by die adaksiale pool van die vaatbondel en vorm dus 'n gesplete silinder. By *E. arenarius* vorm hierdie selle min of meer 'n oop geut om die floëem en by *E. villosus* is slegs enkeles by die abaksiale pool van sommige vaatbondels waarneembaar. By die ander spesies waar sklereïedagtige bondelskedeselle voorkom, soos *E. longifolius*, word 'n min of meer tussenstadium tussen dié van *E. arenarius* en *E. villosus* aangetref. Ander spesies waar hierdie bondelskedeselle gevind is, is *E. ferox* (Fig. 6 B), *E. ghellinckii*, *E. lebomboensis*, *E. natalensis* en *E. umbeluziensis*. By die orige spesies wat nie hier genoem is nie is geen bondelskedeselle gevind nie.

Tipiese transfusieweefsel soos wat by die meeste gimnospermblare aangetref word, kon nie waargeneem word nie.

SLYMKANALE

In die mesofil, afwisselend met die vaatbondels, word by die meeste spesies groot of klein slymkanale aangetref. In dwarsdeursnee kan die kanale sirkelvormig of ovaal van vorm wees met meestal 'n dunwandige skede waarvan die selle kleiner as die omliggende sponsparenchiemselle is. Die kanale is aan die binnekant met 'n lagie epiteelselle uitgevoer.

Die deursnee van die kanale is by *E. caffer* (Fig. 12 C) ovaalvormig en stem min of meer ooreen met dié van die vaatbondels terwyl dit by *E. inopinus*, *E. altensteinii* (Fig. 14 B), *E. arenarius* (Fig. 14 A), *E. ferox*, *E. lebomboensis* en *E. natalensis* sirkelvormig en kleiner as dié van die vaatbondels is.

By *E. ghellinckii* (Fig. 10 D), *E. humilis* (Fig. 3 C), *E. laevifolius* (Fig. 3 D), *E. lanatus* (Fig. 8 A), *E. umbeluziensis* (Fig. 12 B) en *E. villosus* (Fig. 12 A) is geen kanale waargeneem nie. Dit is interessant dat Lamb (1923) ook geen kanale in die pinnas van *Microcycas* gevind het nie.

By *E. heenanii* (Fig. 8 C), *E. ferox* (Fig. 14 C) en *E. paucidentatus* (Fig. 13 B) is die kanale gewoonlik sentraal, op dieselfde vlak in lyn met die vaatbondels, geleë, maar by *E. altensteinii* (Fig. 14 B), *E. arenarius* (Fig. 14 A), *E. lebomboensis* (Fig. 14 D), *E. natalensis* (Fig. 13 D), *E. ngoyanus* (Fig. 12 D), *E. transvenosus* (Fig. 13 C) en *E. woodii* (Fig. 13 A) kan die kanale sentraal of meer adaksiaal, dit is teenaan die palissadeweefsel in die adaksiale helfte, geleë wees, terwyl hulle by die ander gewoonlik adaksiaal geleë is.

SLEUTEL OM DIE SUID-AFRIKAANSE *ENCEPHALARTOS*-SPESIES VOLGENS DIE ANATOMIESE KENMERKE VAN DIE PINNAS SOOS IN 'N DWARSDEURSNEE GESIEN, TE ONDSKEI

- 1 Pinnas amfistomaties.
 - 2 Sklerenchiemkappie abaksiaal van die vaatbondel vier tot ses lae hoog; idioblaste in interkostale deel van lamina aan abaksiale kant **E. cupidus**
 - 2' Sklerenchiemkappie abaksiaal van die vaatbondel twee tot drie lae hoog; geen idioblaste in interkostale deel van lamina nie **E. eugene-maraisii**
- 1' Pinnas hipostomaties.
 - 3 Palissadeweefsel adaksiaal en abaksiaal.
 - 4 Slymkanale ontbreek.
 - 5 Dikte van lamina minder as 500 μm **E. humilis**
 - 5' Dikte van lamina meer as 550 μm
 - 6 Adaksiale palissadeselle se gemiddelde hoogte minder as 140 μm **E. laevifolius**
 - 6' Adaksiale palissadeselle se gemiddelde hoogte meer as 150 μm **E. lanatus**
 - 4' Slymkanale kom voor.
 - 7 Abaksiale buitelyn sterk gegolf; rifhoogte meer as 90 μm .
 - 8 Abaksiale rifhoogte meer as 150 μm .
 - 9 Vaatbondelskede met ononderbroke ring van sklereïedagtige bondelskedselle **E. friderici-guilielmi**
 - 9' Vaatbondelskede met 'n U-vormige band van sklereïedagtige bondelskedselle **E. heenanii**

- 8' Abaksiale rifhoogte minder as 120 μm .
- 10 Ring van sklereiedagtige bondelskedselle om die vaatbondel wat slegs by adaksiale pool onderbreek is **E. cycadifolius**
- 10' Slegs 'n klein hoeveelheid sklereiede om die floëem van die vaatbondel; geen ring nie **E. latifrons**
- 7' Abaksiale buitelyne reguit of effens gegolf; golfdiepte minder as 50 μm .
- 11 Vaatbondelskede bevat sklereiede **E. longifolius**
- 11' Vaatbondelskede bevat nie sklereiede nie.
- 12 Sklerenchiemkappie abaksiaal van vaatbondel altyd van vaatbondel geskei deur palissade- en sponsparenchiem-selle.
- 13 Abaksiale epidermisselle opvallend kleiner regoor die are as in die interkostale deel.
- 14 Adaksiale palissadeselle opvallend kort; nie hoër as 105 μm nie **E. lehmannii**
- 14' Adaksiale palissadeselle hoër as 120 μm **E. trispinosus**
- 13' Abaksiale epidermisselle regoor are nie verskillend van die in interkostale deel nie **E. princeps**
- 12' Vaatbondels aan abaksiale kant nie altyd van sklerenchiemkappies geskei deur palissade en sponsparenchiemselle nie, soms is dit slegs palissade en soms sluit kappie by vaatbondelskede aan.
- 15 Meestal slegs een laag palissadeselle **E. horridus**
- 15' Meer as een laag palissadeselle **E. inopinus**
- 3' Palissadeselle slegs adaksiaal.
- 16 Abaksiale buitelyne diep gegolf; golfdiepte meer as 200 μm **E. paucidentatus**
- 16' Abaksiale buitelyne nie so diep gegolf nie; golfdiepte minder as 150 μm .
- 17 Slymkanale ontbreek.
- 18 Pinnarande krul opvallend om na abaksiale kant **E. ghellinckii**
- 18' Pinnarande krul nie om na enige kant nie.
- 19 Adaksiale palissadeselle se gemiddelde hoogte meer as 140 μm **E. umbeluziensis**
- 19' Adaksiale palissadeselle se gemiddelde hoogte minder as 100 μm **E. villosus**
- 17' Slymkanale kom voor.
- 20 Drie lae palissadeselle aan adaksiale kant **E. transvenosus**
- 20' Twee of minder lae palissadeselle aan adaksiale kant.
- 21 Slymkanale met dieselfde deursnee of groter as 'n vaatbondel.
- 22 Abaksiale sklerenchiemkappies strek nie tot teenaan die vaatbondelskede nie **E. caffer**
- 22' Abaksiale sklerenchiemstringe strek tot teenaan die vaatbondel.
- 23 Twee tot drie rye huidmondjies in interkostale gedeeltes **E. ngoyanus**
- 23' Tot vyf rye huidmondjies in interkostale gedeeltes **E. woodii**
- 21' Slymkanale met 'n kleiner deursnee as dié van 'n vaatbondel.
- 24 Groepies sklerenchiemselle aan adaksiale kant tussen die huidmondjies.

- 25 Vier tot nege rye huidmondjies in interkostale gedeeltes *E. arenarius*
- 25' Twee tot vier rye huidmondjies in interkostale gedeeltes.
- 26 Sklerenchiemstringe sluit aan by vaatbondelskede.
- 27 Abaksiale hipodermale sklerenchiemselle gemiddeld $27 \times 40 \mu\text{m}$ in DS. *E. ferox*
- 27' Abaksiale hipodermale sklerenchiemselle gemiddeld $20 \times 27 \mu\text{m}$ in DS. *E. lebomboensis*
- 26 Sklerenchiemstringe sluit nie by vaatbondelskede aan nie *E. natalensis*
- 24 Groepies sklerenchiemselle aan adaksiale kant tussen die huidmondjies ontbreek *E. altensteinii*

BESPREKING

In hierdie ondersoek is na verskillende anatomiese kenmerke van pinnas gekyk. Dit blyk dat die verspreiding van die chlorenchiem en stomas, die uitbeelding van die sklerenchiemvesels, die slymkanale en die bondelskedeselle die belangrikste kenmerke is wat gebruik kan word om die ondersoekte soorte te groepeer en 'n sleutel op te stel vir die uitkenning van die verskillende spesies.

Daar is duidelike korrelasie in die verspreiding van die palissadeselle en die aanwesigheid van stomas en hiervolgens kan die verskillende spesies in groepe verdeel word. *Encephalartos eugene-maraisii* en *E. cupidus* het amfistomatiese pinnas en palissadeweefsel kom aan beide ad- en abaksiale kante van die pinna voor. Nie een van die ander spesies besit goed ontwikkelde abaksiale palissadeweefsel nie—die palissadeselle ontbreek aan die abaksiale kant of is altyd korter, kleiner en ook minder in getal as dié aan die adaksiale kant. Daarby kom stomas nie by enige van die ander spesies in die adaksiale epidermis voor nie.

Die volgende groep wat uit dertien spesies bestaan het hipostomatiese pinnas met swak ontwikkelde abaksiale palissadeparenchiem: *E. cycadifolius*, *E. friderici-guilielmi*, *E. humilis*, *E. laevifolius*, *E. lanatus*, *E. heenanii*, *E. inopinus*, *E. latifrons*, *E. princeps*, *E. longifolius*, *E. lehmannii*, *E. horridus* en *E. trispinosus*. Hulle het almal blou-groen blare en kan wat hul verspreiding betref, in twee sub-groepe verdeel word. Die vyf eersgenoemde spesies, kortliks aangedui as die *E. humilis*-groep, word onderskei deur hulle uiters smal pinnas (3–7 mm) en hulle kom op hoogliggende suurgrasveld (Acocks, 1975) voor, byvoorbeeld Middelburg, Transvaal, Kaapschehoop en hoër dele in die omgewing van Cathcart (Fig. 2 A-D). Wat verspreiding betref moet *E. heenanii* (berge by Barberton) en *E. inopinus* (Blyderivierpoort) ook by die *E. humilis*-groep gevoeg word omdat beide ook in die suurgrasveld voorkom. Die ander spesies naamlik *E. latifrons*, *E. princeps*, *E. lehmannii*, *E. horridus* en *E. trispinosus* het breër

pinna's (10–15 mm) met 'n dieper blou-groen kleur en hulle kom in die droë Oos-Kaapse valleibosveld en noorsveld voor. *Encephalartos longifolius* wat anatomies ook by hierdie groep ingesluit is het egter groen blare en val, wat verspreiding betref, ook nie in die Karoo-noorsveld nie. Dié soort kom voor in die vogtiger gebiede van die Kaapse ooskus naby Port Elizabeth en behoort dus wat verspreiding betref, tuis by dié groep met die meer mesofitiese kenmerke.

Die volgende groep bestaan ook uit dertien spesies. Hulle besit tipiese dorsiventrals, hipostomatiese pinna's met slegs adaksiale palissadeselle. Hulle het donkergroen pinna's en toon ook meer mesofitiese kenmerke soos breë pinna's en meer huidmondjies. Hierdie kenmerke korreleer goed met hul verspreiding. Met een enkele uitsondering na, naamlik *E. ghellinckii*, kom hierdie groep in die warmer, vogtiger gebiede wat strek van Mosambiek deur Natal en dele van die Kaapse ooskus voor en bestaan uit die volgende spesies: *E. paucidentatus*, *E. lebomboensis*, *E. transvenosus*, *E. villosus*, *E. umbeluziensis*, *E. ngoyanus*, *E. woodii*, *E. ferox*, *E. natalensis*, *E. caffer*, *E. arenarius*, *E. altensteinii* en *E. ghellinckii*. Laasgenoemde spesie hoort wat sy verspreiding betref by die *E. humilis*-groep.

Met hierdie korrelasie van anatomiese kenmerke en verspreiding wil dit dus voorkom of hier van twee ontwikkelingslyne sprake kan wees. Hierdie "lyne" begin by 'n hipotetiese gemeenskaplike voorouer van al die Suid-Afrikaanse *Encephalartos*-soorte waaruit albei ontwikkelingslyne dan voortgespruit het. Die een "lyn" eindig in die *E. humilis*-groep met hul smal pinna's, aanpassings by 'n vogtiger kouer omgewing, wat in die hoogliggende suurgrasvelde versprei is. Die ander "lyn" loop deur die meer mesofitiese groep met hul donkergroen blare, egte dorsiventrals pinna's en verspreiding in die warmer, vogtiger gebiede. Hierop volg dié groep met die blou-groen blare, breë hipostomatiese pinna's met swak ontwikkelde abaksiale palissadeselle wat in die droë Karoo-noorsveld sy verspreiding vind. Die eindpunt van hierdie "lyn" word gevind in die klein groepie met amfistomatiese isobilaterale pinna's wat uit *E. eugene-maraisii* en *E. cupidus* bestaan. *E. cupidus* se verspreiding is beperk tot 'n klein gebied in die Blyderiviernatuurreservaat terwyl *E. eugene-maraisii* 'n wye verspreiding het. Hierdie spesie kom voor in die droë laeveldse bosveld by Mica in die ooste, in die suurveld op die Wolkberg, in die Krokodilriviervallei en in die Waterberge weswaarts tot by Thabazimbi (Fig. 2). Dit wil dus voorkom asof *E. eugene-maraisii* met hierdie groot verspreiding en aanpassings die meer resente van die spesies kan wees.

By *E. humilis*, *E. laevifolius*, *E. lanatus*, *E. ghellinckii*, *E. umbeluziensis* en *E. villosus* is geen slymkanale in die pinna's gevind nie. By alle ander spesies kom slymkanale afwisselend met die vaatbondels voor. Eersgenoemde vier spesies val onder die *E. humilis*-groep insover dit die verspreiding betref en laasgenoemde twee spesies hoort tuis onder dié groep met die meer subtropiese verspreiding. By al die spesies word vesels in die vaatbondelskedes aangetref. Maar

sklereïedagtige bondelskedeselle is slegs by die volgende spesies in die vaatbondelskedes van pinnas waargeneem: die *E. humilis*-groep, *E. altensteinii*, *E. arenarius*, *E. ferox*, *E. heenanii*, *E. latifrons*, *E. lebomboensis*, *E. longifolius*, *E. natalensis*, *E. umbeluziensis* en *E. villosus* (Fig. 6 A-C).

Sklereïedagtige bondelskedeselle word egter ook in die petiolusse van die *E. humilis*-groep, *E. heenanii*, *E. longifolius*, *E. princeps*, *E. latifrons*, *E. lehmannii*, *E. transvenosus* en *E. trispinosus* gevind. *Encephalartos heenanii* se habitatsvereistes is min of meer dieselfde as dié van die *E. humilis*-groep. Behalwe *E. transvenosus*, *E. umbeluziensis*, *E. villosus*, *E. ferox* en *E. arenarius* wat onder die groenblariges met 'n meer tropiese verspreidingsgebied ressorteer, val al die ander onder dié groep wat in die droë Oos-Kaapse valleibosveld en -noorsveld voorkom. Al die spesies waar sklereïedagtige bondelskedeselle ontbreek val òf in die groep met die breë dorsiventrale pinnas en die meer tropiese verspreidingsgebied òf in die groep met die isobilaterale pinnas met die wye oos-wes verspreiding.

Esau (1965) maak die stelling dat "transfusion tissue is of universal occurrence in the gymnosperms". Brashier (1968) maak melding van 'n transfusieweefsel om die vaatbondel van *Encephalartos*. Van der Schijff en Robbertse (1975) verwys ook na transfusieselle tussen die xileem en die bondelskedeselle van *Stangeria* en *E. laevifolius*. In hierdie ondersoek is daar egter tevergeefs gesoek na tipiese transfusieweefsel. Wat wel gevind is, is sklereïedagtige bondelskedeselle met hofstippels en eenvoudige stippelkanale. As gevolg van die aanwesigheid van hofstippels of hofstippelagtige stippelkanale in die wand van die vaatbondelskedeselle, is dit waarskynlik hierdie selle wat deur genoemde outeurs as transfusieweefsel beskou is. 'n Belangrike waarneming wat tydens hierdie ondersoek gedoen is, is die feit dat die selle lewend is soos die kern en die chloroplaste duidelik aantoon (Fig. 6 D en 7 B).

Greguss (1968) beskryf porieë wat hy op die adaksiale epidermis van die pinnas gevind het as "rudimentêre huidmondjies". Jacot Guillarmod en Cross (1972) het ook soortgelyke openinge op die adaksiale epidermis van sekere *Encephalartos*-spesies beskryf en gesinspeel dat hulle in verband kan staan met wasafskieding. Oppervlakstudies wat gemaak is met behulp van 'n aftaselektronmikroskoop het ook "opening" getoon maar hierdie "opening" was die holtes wat nagelaat is deur die basale sel van afgebreekte trigome soos duidelik in Figure 5 C, D & E gesien kan word.

Uit die ondersoek is dit duidelik dat die anatomie van die pinnas van die Suid-Afrikaanse *Encephalartos*-soorte wel tot so 'n mate van mekaar verskil dat hul op grond van hierdie eienskappe van mekaar onderskei kan word.

DANKBETUIGINGS

Dank word betuig teenoor die Universiteit van Pretoria, die W.N.N.R. en die Afdeling Natuurbewaring, Transvaal, vir die ondersteuning van hierdie navorsing.

LITERATUURVERWYSINGS

- ACOCKS, J. P. H., 1975. Veld types of South Africa. *Mem. bot. Surv. S. Afr.* **40**: 1-128. 2nd ed. Pretoria: Government Printer.
- BRASHIER, C. K., 1968. Vascularization of Cycad-leaflets. *Phytomorphology*, March 1968 **56**: 35-43.
- DYER, R. A., 1965. The Cycads of Southern Africa. *Bothalia* **8**: 405-515.
- ESAU, K., 1965. *Plant Anatomy*. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons Inc.
- GREGUSS, P., 1968. *Xylotomy of the living Cycads with a description of their leaves and epidermis*. Budapest: Akademiai Kiado.
- JACOT GUILLARMOD, A. and CROSS, R. H. M., 1972. The problem of wax on Cycad leaves: A scanning electron microscope investigation. *Proc. S.A. Electron Microscopy Soc.* **2**: 35-36.
- JOHANSEN, D. A., 1940. *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co., Inc.
- LAMB, M. A., 1923. The leaflets of the Cycadaceae. *Bot. Gaz.* **76**: 185-202.
- VAN DER SCHIJFF, H. P. and ROBBERTSE, P. J., 1975. *Praktiese Plantanatonomie*. Pretoria: J. L. van Schaik.